

Larven von *Aphanius* sp. (Teleostei, Cyprinodontidae) aus dem jungtertiären Seeton von Wemding (Nördlinger Ries)

Von NERIMAN RÜCKERT-ÜLKÜMEN & ERNST-DIETER MÜLLER *)

Mit 3 Abbildungen, 1 Tabelle und 3 Tafeln

Kurzfassung

In Seetonen des mittelmiozänen Ries-Kratersees bei Wemding wurde 1966 eine ungewöhnlich artenreiche fossile Flora und Fauna gefunden, deren Belege in der BSP verwahrt werden und die teilweise bis heute einer Bearbeitung harren. Die mit ca 275 Exemplaren vertretenen Fische – Larven und Jungfische fast vom Ei bis zum nahezu adulten Stadium – gehören zu einer einzigen Gattung der Familie Cyprinodontidae: *Aphanius* NARDO 1827. Sehr wahrscheinlich handelt es sich auch nur um eine einzige, wohl endemische Art, die wegen des Fehlens adulter Stücke vorläufig als *Aphanius* sp. 1 benannt werden soll. Mit den Exemplaren kann erstmals die morphologische Entwicklung von Skelett und Otolithen einer fossilen *Aphanius*-Art bis fast zum adulten Stadium dokumentiert werden. Die bisherigen Vorstellungen über Biotopverhältnisse im Riessee und Entstehung der Fossil-Lagerstätte Wemding werden bestätigt. Aussagen zum Alter sind nicht möglich, doch ist dieses bereits durch frühere Untersuchungen gesichert: höheres Badenium.

Abstract

In 1966 an unusually rich fossil flora and fauna was discovered in Middle Miocene lake deposits of the Ries Crater near Wemding. Only a part of the material housed in the Bavarian State Collection has been studied until now. The fish fauna comprising almost all ontogenetic stages, from larvae, juveniles to subadults, is represented by a single genus, *Aphanius* NARDO 1827, of the family Cyprinodontidae. It is very likely that all the fishes belong to a single, probably endemic species. Since adult individuals are missing, this taxon should only tentatively be named as *Aphanius* sp.1. For the first time it is possible to document the morphological development of the skeleton and the otolithes in a fossil species of *Aphanius* almost up to the adult stage. The present opinions about the environmental conditions of the Ries Crater lake and the origin of the Wemding fossil deposits are confirmed. Conclusions with regard to the geological age can not be drawn, but have been determined by earlier studies as Late Badenium.

*) Dr. NERIMAN RÜCKERT-ÜLKÜMEN & Dr. ERNST-DIETER MÜLLER, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, 80333 München.

Einleitung

Im Jahre 1966 wurde von der Stadt Wemding im Nördlinger Ries eine Kläranlage gebaut, deren Baugrube mit einem Durchmesser von 40 m und einer Tiefe von 18 m die tonigen Beckensedimente am Ostrand des mittelmiozänen Rieskratersees in vorzüglicher Weise erschloß. Aus den ansonsten recht fossilarmen Seetonen konnte hier eine ungewöhnlich reichhaltige Flora und Fauna geborgen werden, bestehend aus Resten von Land- und Wasserpflanzen, Süßwasserschnecken, Ostracoden, Insekten (darunter Libellenlarven), Fischen, Vogelfedern und Lebensspuren. Die Anreicherung der Fossilreste in der 4,5 m mächtigen Fundschicht ist so groß, daß man von einer „Fossil-Lagerstätte“ sprechen kann. Über Fundumstände und Geologie der Fossil-Lagerstätte haben schon BOLTEN, GALL & JUNG (1976) berichtet, die auch eine erste Auswertung der Fossilfunde zur zeitlichen Stellung sowie Rekonstruktion des Klimas und der Lebensbedingungen im Riessee unternommen haben. Einen Beitrag zur mutmaßlichen Genese der Fundschicht haben später GALL & JUNG (1979) geliefert.

Von den bedeutenderen Gruppen der Fossilfunde sind bis jetzt nur die Pflanzenreste näher bearbeitet worden (JUNG in BOLTEN et al. 1976, s. o.). Die ungewöhnlich artenreich vertretenen Insekten harren bis heute auf eine nähere Untersuchung. In der vorliegenden Arbeit werden die mit ca 275 Exemplaren nachgewiesenen Fische einer näheren Auswertung unterzogen.

Bei den in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie (BSP) unter der Inventarnummer 1966 XLII hinterlegten Belegstücken handelt es sich um körperlich erhaltene, \pm vollständige aber verdrückte Skelette, viele noch mit Otolithen in situ, die ganz überwiegend zu Larven, nur wenige zu Jungfischen gehören. Zur Bestimmung mußten sie erst einer mühevollen Präparation unterzogen werden.

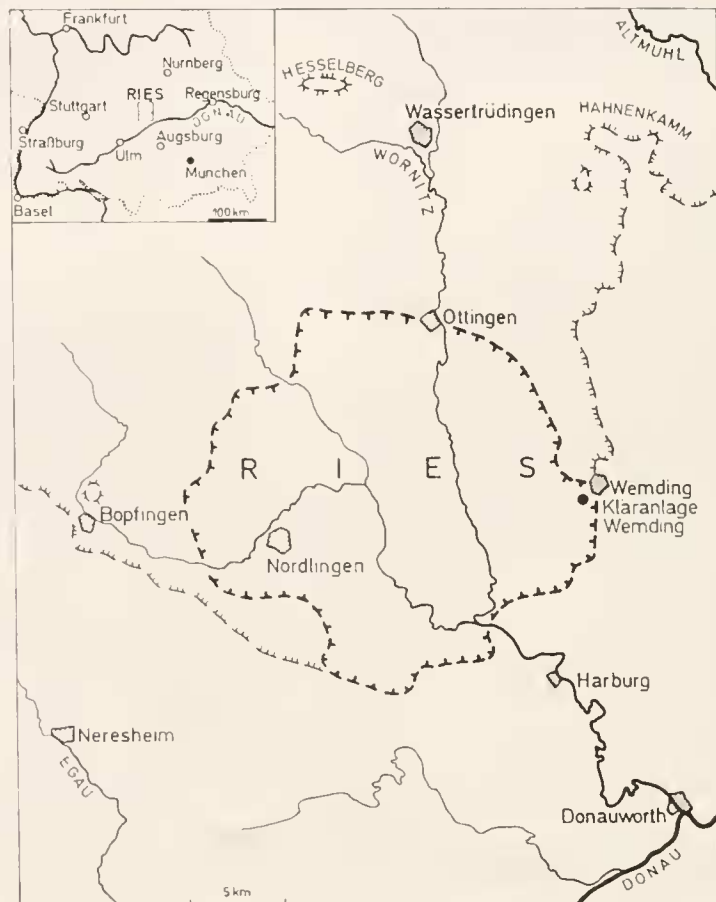


Abb. 1: Lage der Baugrube der Kläranlage Wemding in Nördlinger Ries (nach BOLTEN et al. 1976).

Alle Fischreste gehören nur einer einzigen Gattung innerhalb der Familie Cyprinodontidae an: *Aphanius* NARDO 1827. Sehr wahrscheinlich handelt es sich auch nur um eine einzige, endemische Art, die vorläufig als *Aphanius* sp. 1 benannt wird.

Taxonomische Beschreibung

Ordnung Atheriniformes
(Zahnkarpfenverwandte)

Familie Cyprinodontidae AGASSIZ 1834
(Eierlegende Zahnkarpfen)

Unterfamilie Aphaniinae SCHEEL 1968
(Mittelmeerkärpflinge)

Gattung *Aphanius* NARDO 1827
Typus-Art: *Aphanius nanus* NARDO 1827

Aphanius sp.1

Taf. 1, Fig. 1–5, Taf. 2, Fig. 1–4, Taf. 3, Fig. 1–5, 6b–7b., Abb. 2

Fundort: Wemding/Ries.

Fundsicht: Mittelmiozän, Badenium.

Material: ca. 275 Larven und 6 juvenile Exemplare, beide mit Otolithen in situ (Inv.-Nr. BSP 1966 XLII 17–283; juvenile Stücke: 17, 114, 115, 188, 189, 203).

Beschreibung: Auffallend kleine Fische, viele mit Otolithen in situ; Schnauze kurz, oberständiges Maul, Unterkiefer fast vertikal, die Zähne dreispitzig (vgl. Taf. 3, Fig. 6 b), wie es auch rezente Vertreter der Gattung erkennen lassen, z. B. *Aphanius mento* (HAECKEL 1843) (vgl. Taf. 3, Fig. 6 a); außerdem befinden sich am Os Palatinum noch spitzige dickere Zähne (Taf. 3, Fig. 7). Es ist erstaunlich, daß so ein kleiner Fisch im Maulbereich mit so viel kleinen verschiedenen Zähnchen bewaffnet ist.

Dorsal- und Analflosse, in der hinteren Hälfte des Körpers, liegen übereinander. Die Ventralflosse ist klein, die lange Schwanzflosse halbrund. Die Flossen zeigen keine Stacheln, nur ungeteilte Strahlen. Die im Folgenden angegebenen Merkmale beziehen sich vorwiegend auf die 6 juvenilen Exemplare.

Ihre Gesamtlänge beträgt nicht mehr als 44 mm, die Körperhöhe um 6 mm, das Verhältnis Höhe zu Länge ca 1 : 6,7. Der Kopf vom Oberkiefer bis zum Cleithrum wird bis 11 mm lang und 8 mm hoch; seine Länge ist in der Gesamtlänge 3,6 mal enthalten.

Die Kopfknochen vom Larven- bis zum juvenilen Stadium sind durchwegs sehr gut erhalten. Das Operculum ist höher als breit, mit bogenförmigem Hinter- und konkavem Dorsalrand. Es ist durch eine kräftige Gelenkhöhle mit dem scharfkantigen Präoperculum verbunden. Inter- und Präoperculum sind verhältnismäßig klein. Der Kopf weist ein niedriges und breites Quadratum, ein kurzes und längliches Hyomandibulare und Metapterygium auf. Die 5 Radiibranchiostegalia sind sehr schmal und reichen bis zum kräftigen Schultergürtel.

Die Wirbel sind einfach, ohne Strukturen, ziemlich lang und in der Mitte stark verschmälert. Am Abdominalteil befinden sich 12, am Caudalteil 14 Wirbel. Die 12 Rippen reichen bis zur Bauchkante. Die Dorsalflosse zeigt 10, die Analflosse 11 Strahlen; bei beiden Flossen sind die vorderen 2 Strahlen ungeteilt. Die kleine Ventralflosse liegt direkt vor der Analflosse, hat vorne einen ungeteilten, dahinter ca 3–4 geteilte Strahlen. Die Pectoralflosse ist ziemlich lang und

groß, rundlich mit ca 14 Strahlen. Die schwach konvexe Schwanzflosse beginnt mit den in der Mitte zusammengewachsenen Hypuralia. Darüber und darunter befinden sich je 3 gegen hinten verbreiterte Hämalfortsätze. Sie stützen zusammen mit den Hypuralia die 14 kräftigen geteilten langen Strahlen, zu denen nach oben 7 und unten 6 ungeteilte Strahlen kommen. Da es keine adulten Exemplare gibt, lassen die Schuppen noch keine Struktur erkennen.

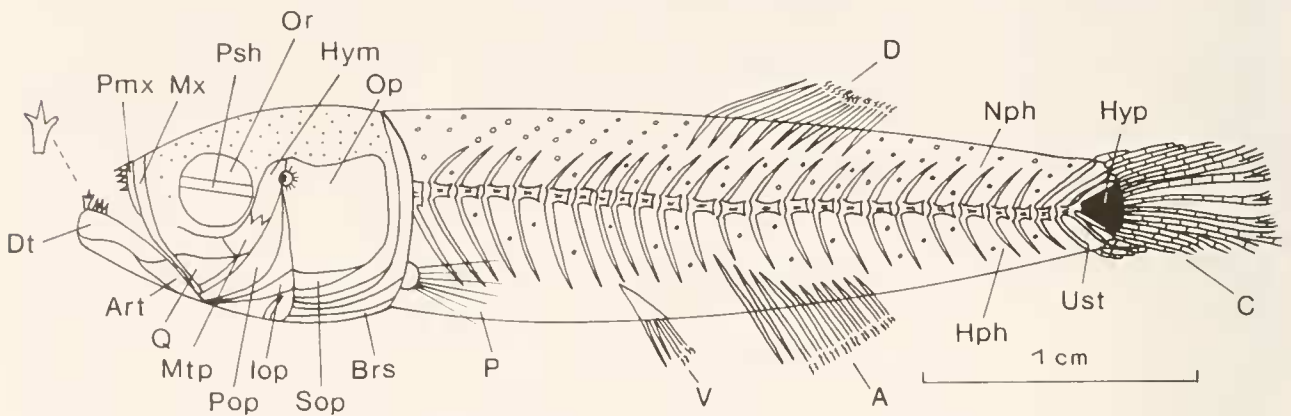


Abb. 2: *Aphanius* sp. 1, Rekonstruktion des gesamten Fisches.

Abkürzungen: Art Articulare, Brs Branchialia, Dt Dentalia, Hph Hämapophysen, Hym Hyo-mandibulare, Hyp Hypurale, lop Interoperculum, Mtp Metapterygoid, Mx Maxilla, Nph Neurapophysen, Op Operculum, Or Orbita, Pop Pracoperculum, Pmx Praemaxilla, Psh Parasphenoid, Q Quadratum, Ust Urostyl.

A Analis, C Caudalis, D Dorsalis, P Pectoralis, V Ventralis.

Beim weitaus größten Teil der Exemplare von *Aphanius* sp. 1 handelt es sich um fossile Larven. Die Larven rezenter Fische werden von Ichthyologen wie z. B. BALON 1975, AKSIRAY 1987, DEMIR 1992 usw in mehrere verschiedene Entwicklungsphasen unterteilt. Bei fossilen Larven kann eine so weitgehende Untergliederung in der Regel nicht vorgenommen werden. Denn erstens ist das Material meist spärlich; größere Individuenzahlen an einem Ort und in einer Schicht zugleich sind selten. Zweitens gehören die Exemplare in der Regel nur einem engen Zeitausschnitt an.

Die im Folgenden angeführten Fischlarven aus den mittelmiozänen Riessee-Schichten von Wemding gehören aufgrund ihrer morphologischen Merkmale zu derselben einzigen Gattung und Art wie auch die juvenilen Exemplare, nämlich *Aphanius* sp. 1. Sie zeigen größtenteils noch Otolithen in situ. Die Larven lassen eine kontinuierliche Entwicklung von den frühesten Stadien bis zum juvenilen Stadium erkennen, die man in zwei Phasen gliedern kann.

Phase I: Das Skelett der Larven besteht noch aus knorpeliger Substanz und sie ernähren sich zur Gänze aus einem großen Vitellussack, der dabei allmählich absorbiert wird. Die Entwicklung soll anhand einiger Beispiele näher erläutert werden.

Exemplar BSP 1966 XLII 273: Die Larve hat eine Körperlänge von 14 mm bei einer Höhe von 2 mm. Sie zeigt einen runden Kopf. Zwei rundlich-ovale Sagitten mit 0,4 mm Durchmesser, eine von der Innen-, die andere von der Außenseite sichtbar. Der gerade Sulcus liegt median. Der Vitellus-Sack ist prall gefüllt.

Exemplar BSP 1966 XLII 124: Die Körperlänge der Larve bis zur vorderen Hälfte des Schwanzes (die hintere ist nicht erhalten) beträgt 18 mm. Der große Kopf mit großen, rundlichen Augen zeigt ein oberständiges Maul mit dreispitzigen Zähnchen und 4 Radii branchiostegi. Am prall gefüllten Vitellus-Sack sind die Rippen, am Kopfende eine lange Pectoralflosse erkennbar. An der Dorsalseite des Körpers liegen in parallelen Reihen die

Cutisflecken, aus denen später die Schuppen entstehen (vgl. HOFER 1889, FACH 1937, BERTIN 1958).

Exemplar BSP 1966 XLII 127: Die Länge der wohl erhaltenen Larve vom Kopf bis zum Schwanz beträgt 24 mm. Der Kopf ist jetzt mehr oval, der Vitellus-Sack schon etwas absorbiert. Es lassen sich eine 0,45 mm breite Sagitta und zwei Lapilli in situ erkennen. Die Cutispapillen an der Dorsalseite des Körpers sind deutlicher geworden.

Exemplar BSP 1966 XLII 146: Die Körperlänge von Kopf bis zur vorderen Hälfte der Schwanzflosse beträgt 30 mm. Der Kopf ist noch deutlicher oval. Am kaum absorbierten Vitellus-Sack lassen sich deutlich Abdrücke von 10 Rippen erkennen. Pectoralflosse mit zahlreichen, nicht exakt zu ermittelnden Flossenstrahlen. Eine Sagitta und ein Lapillus in situ. Die Sagitta, mit 0,7 mm Breite und 0,5 mm Höhe, beginnt jetzt die für *Aphanius* charakteristische, gerundet-dreieckige Gestalt anzunehmen. Der schmale, mediane Sulcus ist vorn etwas erweitert und hinten etwas schräg-abwärts abgelenkt.

Exemplar BSP 1966 XLII 206: Die Körperlänge der weit entwickelten Larve beträgt vom Kopf bis zum Schwanzende ca. 35 mm, die Körperhöhe 4,5 mm. Das Maul ist vorne etwas beschädigt, der Vitellus-Sack schon merklich absorbiert. Eine schlechte erhaltene Sagitta. Das knorpelige Skelett beginnt jetzt zu verknöchern.

Phase II: Das Skelett der Larven ist jetzt vollständig verknöchert, der Vitellus-Sack weitgehend absorbiert, aber noch erkennbar.

Exemplar BSP 1966 XLII 173: Die vordere Hälfte des Skeletts ist dorsoventral gedreht, die hintere normal in Seitenlage eingebettet; die Länge vom Kopf bis fast zum Schwanzende beträgt ca. 40 mm. Das gattungsspezifisch breite Maul zeigt am Prämaxillare und Dentale sehr schön die dreispitzigen Zähne. Der Vitellus-Sack ist jetzt weitgehend absorbiert. Zwei stark beschädigte Sagitten.

Exemplar BSP 1966 XLII 277: Die Körperlänge beträgt wie beim vorigen Stück ca. 40 mm und erreicht damit fast die Größe der juvenilen Fische, die Körperhöhe 5 mm. Der Vitellus-Sack ist kaum mehr erkennbar. Die Flossen – Pectoralis, Ventralis, Dorsalis, Analis und Caudalis – sind jetzt vollständig entwickelt und gut erhalten. Das Larvenstadium ist beendet, wenn nicht nur das Skelett vollkommen verknöchert, sondern auch der Vitellus-Sack zur Gänze absorbiert ist. Der junge Fisch ist jetzt zu seiner Ernährung ganz auf seine Umgebung angewiesen.

Zusammenfassend kann man sagen, daß die Larven der Wemdinger *Aphanius*-Art Entwicklungsstadien von 14 bis 40 mm Länge und 2 bis 5 mm Höhe darstellen. Von Anfang an kommen Otolithen in situ vor, die ebenfalls eine Entwicklung durchlaufen (s.u.). Schon die frühesten Larven zeigen das bezeichnende oberständige Maul mit den dreispitzigen Zähnen. Der anfangs dicke Vitellus-Sack wird allmählich absorbiert. In der ersten Phase ist das Skelett rein knorpelig, beginnt ab etwa 35 mm zu verknöchern; in der zweiten (ab 40 mm) ist es ganz verknöchert. Schon in der ersten Phase zeigen sich als Vorläufer der Schuppen Cutisflecken in parallelen Reihen, doch sind vollständig ausgebildete Schuppen auch nach der zweiten Phase noch nicht vorhanden.

Nur 6 der Wemdinger *Aphanius*-Exemplare gehören dem juvenilen Stadium an, adulte Stücke sind leider nicht überliefert. Die Körperlänge der letzteren könnte um 5 cm betragen haben. Reizte Mittelmeer-Kärpflinge erreichen zwischen 4 und 8,5 cm Länge.

Die Otolithen der Wemdinger *Aphanius*-Art weisen ebenfalls eine bezeichnende Entwicklung auf, die im Folgenden anhand von Einzelbeispielen näher erläutert werden soll:

Exemplar BSP 1966 XLII 273 (Körperlänge: 14 mm): Die Sagitta zeigt noch nicht den charakteristischen gerundet-dreieckigen Umriß des juvenilen und adulten Stadiums, sondern

ist abweichend davon ausgesprochen rundlich. Der schmale mediane Sulcus, vorne etwas erweitert, ist schon vorhanden, jedoch sein Hinterende noch ohne markanten Rand und noch nicht abgesenkt. Schon von Anfang an zeigt sich eine ovale Area (Abb. 3a).

Exemplar BSP 1966 XLII 149 (Körperlänge: 25 mm): Die Sagitta gleicht noch weitgehend der vorigen, hat aber nun bereits eine deutlich eingekerbte Excisura (Abb. 3b).

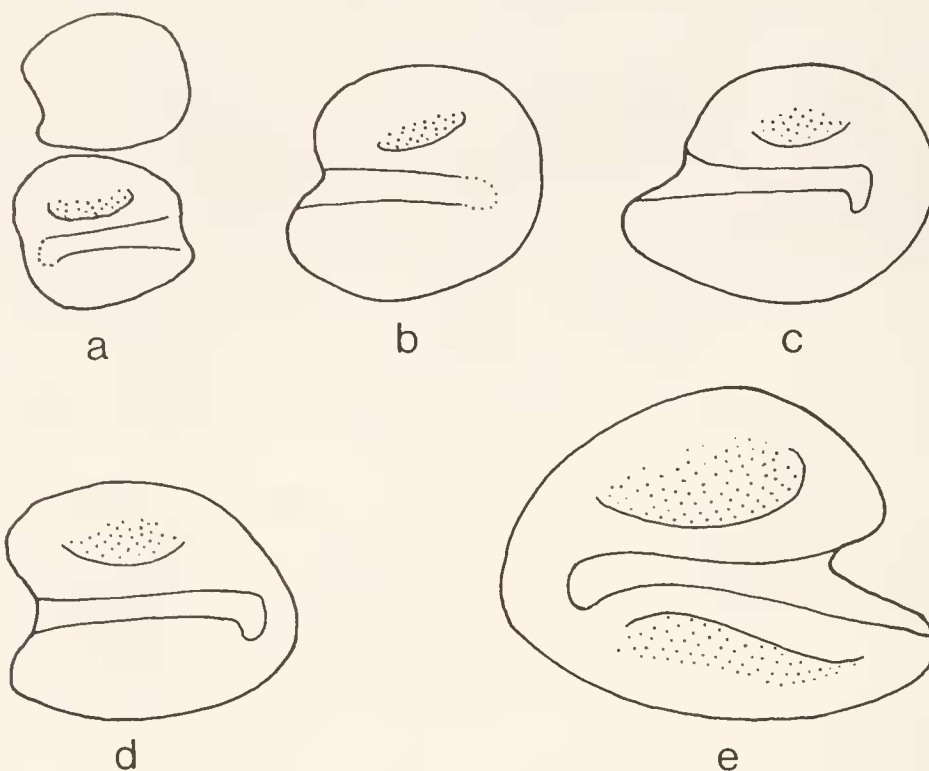


Abb. 3: *Aphanius* sp. 1, Wachstum der Sagitten vom frühesten Larven- bis zum juvenilen Stadium.

a-c: Erläuterungen im Text. a, l: L= 0,5 mm, H= 0,5 mm; b, r: L= 0,75 mm, H= 0,7 mm; c, r: L= 0,75 mm, H= 0,5 mm; d, r: L = 0,75 mm, H= 0,5 mm; e, l: L= 1mm, H= 0,75 mm. (l:linke, r: rechte Sagitta).

Exemplar BSP 1966 XLII 267 (Körperlänge: ca 27 mm): Die Sagitta erinnert noch an die vorausgehende, doch springt jetzt erstmals das Rostrum gegenüber dem breiten Antirostrum deutlich vor. Das Ende des schmalen Sulcus ist markanter abgesetzt und zeigt bereits die bezeichnende Absenkung (Abb. 3c).

Exemplar BSP 1966 XLII 146 (Körperlänge: ca. 30 mm): Die Entwicklung der Sagitta schließt sich an das vorige Exemplare an. Ihr Dorsalrand ist jetzt aber nicht mehr rundlich, sondern läßt erstmals einen deutlichen schrägen Abfall nach hinten erkennen (Abb. 3d).

Exemplar BSP 1966 XLII 280 (Körperlänge: 44 mm): Eines der größten Wemdingen Stücke, wegen seines noch erhaltenen Dottersacks trotz seiner Größe noch dem Larvenstadium zuzurechnen. Die Sagitta zeigt den Entwicklungsstand der juvenilen Exemplare. Sie ist jetzt deutlich gerundet-dreieckig, mit glatten, nicht gekerbten Rändern. Der Dorsalrand fällt beiderseits des leicht gerundeten Medianknicks schräg ab und leitet sanft bogig zum schwach konvexen Ventralrand über. Der mediane Sulcus fällt nach vorn gegen das weit vorspringende Rostrum schwach ab. Das breite Antirostrum ist jetzt ebenfalls deutlich zugespitzt. Die Excisura ist tief eingekerbte. Area tief und oval; Ventralfeld schwach gewölbt (Abb. 3e).

Über die endgültige Entwicklung der Sagitten kann leider nichts ausgesagt werden, da adulte Exemplare nicht überliefert sind.

	D	A	R	P	C	W
<i>Aphanius italicus</i>	10	10-11	12	14	8.14.7	15-15+15
<i>Aphanius</i> sp. 1	10	11	12	14	7.14.6	12+14

Tabelle 1: Flossen-Merkmale und Wirbel-Zahlen bei *Aphanius italicus* und *Aphanius* sp. 1.

Beziehungen: Die am vollständigsten entwickelte Sagitta von *Aphanius* sp. 1 (Exemplar 1966 XLII 280, s. o.) zeigt eine gewisse Ähnlichkeit zu der des rezenten *Aphanius* (*Aphanius*) *chantrei* (GAILLARD 1895) (siehe Abbildung bei MALZ 1978: 457, Taf. 1, Fig. 3-5). Übereinstimmend sind der gerundet-dreieckige Umriß mit schräg abfallenden Dorsalrändern und die Ausbildung des Sulcus, dessen Hinterende allerdings bei der rezenten Art nicht schräg abgesenkt ist. Bezüglich des letzteren Merkmals zeigt *Aphanius* sp. 1 Ähnlichkeiten zu *Aphanius* (*Aphanius*) *germaniae* (WEILER 1963), der aus dem Untermiozän des Oberrheintalgrabens bekannt ist (vgl. WEILER 1963: 30, Abb. 106-112). Diese Art hat aber eine noch markanter dreieckige Sagitta mit stärker abgesenktem Hinterrand des Sulcus und leicht gekerbten Rändern. Ähnlichkeit bestehen auch zu *Aphanius* (*Aphanius*) *chios* MALZ 1978 aus den Neolithschichten (Neogen, ? Sarmat) von Chios (vgl. MALZ 1978: 458 f, Taf. 1, Fig. 8-9). Die Sagitten beider Arten zeigen einen gerundet-dreieckigen Umriß, einen konvexen Ventralrand, ein weit vorspringendes stumpfes Rostrum, eine ovale Area. *Aphanius chios* hat aber einen breiteren, vorne weniger ausgeweiteten Sulcus, der auch am Hinterrand nicht so markant abwärts gebogen ist. Da von dem Wemdinger *Aphanius* sp. 1 keine adulten Exemplare (Skelette und Otolithen) vorliegen, ist aber eine Zuordnung zu einer bereits beschriebenen Art ohnedies nicht möglich.

Während Otolithen fossiler *Aphanius*-Arten oft in großer Zahl gefunden werden, sind Skelettreste, noch dazu von adulten Fischen, viel seltener. GAUDANT (1978: 906-907, Taf. I, Fig. 1) beschreibt aus den Bändermergeln des Messinium von Gabbro (Toscana, Italien) einen *Aphanius italicus* GAUDANT 1978, der ebenfalls große Ähnlichkeit zu unserer Wemdinger Art zeigt, besonders bezüglich der Körpergestalt, des Flossenbaus und der Flossenstrahlen-Zahl. *Aphanius* sp. 1 hat allerdings eine geringere Zahl an Wirbeln, vor allem am Abdominalteil, und außerdem sind diese etwas länger als bei der italienischen Art (Näheres: siehe Tabelle 1). Zwar sind von *Aphanius* sp. 1 nur Larven und Jungfische, von *Aphanius italicus* adulte Skelette überliefert, doch der Feinbau des Skeletts wird schon im Larvenzustand festgelegt und ändert sich später nicht mehr.

Die rezenten Vertreter von *Aphanius* sind häufig endemische Bewohner kontinentaler salziger Binnenseen (vgl. MALZ 1978: 448). Da der Rieskratersee als fossiles Beispiel ebenfalls zu diesem Biotopentyp gehört, liegt auch für den Wemdinger *Aphanius* die Wahrscheinlichkeit einer endemischen Art bzw. Unterart vor, die auf eine Einschleppung aus einem marinen Raum zurückgeht und dann hier eine eigene Evolution durchlaufen hat (Näheres: siehe unter „Alter und Einwanderung“). Ohne Vorliegen adulter Exemplare, vor allem adulter Otolithen, scheint es aber nicht berechtigt, eine neue Art zu errichten und es soll daher die offene Nomenklatur angewandt werden.

Alter und Einwanderung

Das Gesamtalter der Riesseeschichten, innerhalb derer auch die Fosillagerstätte Wemding mit den Skeletten und Otolithen von *Aphanius* sp. 1 liegt, kann sowohl auf litho- wie biostratigraphischem Weg recht exakt auf oberes Badenum bis unteres Sarmatium eingengt werden. Die Untergrenze ist durch den Ries-Impakt gegeben, den Meteoriten-Einschlag, der

den Rieskrater – die Hohlform für die spätere Kraterseefüllung – ausgesprengt hat. Nach neuester Auswertung aller radiometrischen Daten (STORZER et al. 1995 in REICHENBACHER et al 1998: 139) fand dieses Ereignis vor 14,9 Mio. Jahren statt, ein Zeitpunkt, der mitten in die Paratethys-Stufe Badenium zu liegen kommt (REICHENBACHER et al 1998: 129, Abb. 1). Nachdem die Ablagerung der Riesseeschichten beendet war, griff noch während des Sarmat von Süden her die Molasse-Sedimentation zum letzten Mal in der Erdgeschichte auf das Riesgebiet über: mit der Jüngeren Serie der OSM und ihren nördlichen Zufuhren (vgl. GALL 1971, REICHENBACHER et al 1998 usw).

Eine biostratigraphische Einstufung der Riesseeschichten ist mit Hilfe von Mollusken, Wirbeltierresten, der Megafloora und mit Diatomeen versucht worden, wobei sich die genannte Zeitspanne ebenfalls ergab. Die Wirbeltierreste gestatten eine Zuordnung zu den Säugetierzonen MN6 und 7 (vgl. SCHAUDERNA 1983, REICHENBACHER et al 1998). Mit Hilfe von Diatomeen konnte eine relativ detaillierte Untergliederung der Riesseeschichten erreicht werden. SCHAUDERNA (1983) gelang, basierend auf JANKOWSKI 1977, eine Gliederung der Kraterfüllung in 4 noch weiter unterteilbare Abschnitte, wobei die Sedimente zwischen dem Inneren Wall und dem Kraterrand mit den Abschnitten 1–3 (von unten nach oben) des Zentralkraters korreliert werden können. Diese Abschnitte lassen sich dem höheren Badenium, nur Abschnitt 4 dem tieferen Sarmatium zuordnen. Für die Wemdingener Fossilagerstätte, nach SCHAUDERNA (1983: 154, 156, Abb. 69) Basis von Abschnitt 2, ergibt sich demnach das höhere Badenium der Paratethys-Stufengliederung, Säugetierzone MN6.

Ein Übersichtsprofil der 18 m mächtig erschlossenen Riesseeschichten in der Baugrube der Kläranlage Wemding wird bereits bei den Erstautoren BOLTEN et al (1976: 76 ff, Abb. 2) beschrieben. Die Fundschicht, aus der neben den Fischen auch Mollusken, Ostracoden, Insekten und Pflanzenreste geborgen wurden, besteht aus einer feintrhythmischen Folge von graugrünen Tonsteinlagen und hellen Kalkmergelhäutchen, mit einer Mächtigkeit von 4,5 m im mittleren Teil (Teufe 8,5 – 13,0 m) des Profils. Leider war eine horizontierte Aufsammlung innerhalb der Fundschicht nicht möglich, da wegen des raschen Fortschritts der Baumaßnahme nur eine Notbergung, größtenteils von Haldenmaterial, vorgenommen werden konnte.

Die älteste zum Vergleich mit *Aphanius* sp. 1 herangezogene *Aphanius*-Art, *A. germaniae* WFILER 1963, ist nur aus untermiozänen Ablagerungen des Oberrheintalgrabens und Neuwieder Beckens bekannt geworden, und zwar nur als Otolithen. WEILER (1963) führt *Aphanius germaniae* aus Corbículaschichten, Oberen Hydrobienschichten und den Frankfurter Landschneckenmergeln an. Alter und biostratigraphische Gliederung dieser Ablagerungen sind in der Folgezeit unterschiedlich gehandhabt worden. Eine kritische Wertung von *A. germaniae* wird durch MALZ (1978: 459) vorgenommen, wobei der Autor zur Ansicht gelangt, daß es sich möglicherweise um eine Sammelart handle und daß die beiden Fundpunkte in den „Corbículaschichten“ aufgrund der Mikrofauna auch den Oberen Hydrobienschichten (neuerer Untergliederung) zugeordnet werden könnten. Sicher belegt ist die Art demnach nur in den Oberen Hydrobienschichten (Häufigkeitsmaximum) und im Landschneckenmergel. BEST (1976) führt, basierend auf WIESNER (1970), eine sehr detaillierte feinstratigraphische Gliederung der Hydrobienschichten durch, stellt (S. 128, Tab. 4) die verschiedenen Einstufungen des Jungtertiärs im nördlichen Graben und Mainzer Becken gegenüber, ordnet (S. 123, Taf. 5) die Hydrobienschichten noch dem Aquitanium zu, den Landschneckenmergel bereits dem Burdigalium, während GAUDANT & REICHENBACHER (1998: 239, Tab.1) bereits erstere ins Burdigalium stellen. Obwohl die Altersfrage bis heute nicht gelöst ist, sprechen die Säugetierfunde nach HEISSIG (mdl. Mitt. vom 2.3.1999) doch eher für Aquitanium. Eine Einschleppung von *A. germaniae* in den Riessee, als potentieller Vorläufer des Wemdingener *Aphanius* sp. 1, scheidet demnach schon wegen des verschiedenen Alters mit hoher Wahrscheinlichkeit aus.

Aphanius chios MALZ 1978 wird aus den Neitaschichten der Insel Chios (Griechenland, Ägäis), die dem Neogen, eventuell Sarmatium, zugeordnet werden können, erstbeschrieben, auch er nur in Gestalt von Otolithen. Zwar wäre hier die zeitliche Koinzidenz besser, doch sprechen morphologische Unterschiede (S. 57), die limnische Begleitfauna (vgl. MALZ 1978: 458) und die große Entfernung gegen irgendwelche Zusammenhänge. Die übrigen *Aphanius*-Arten, *A. italicus* GAUDANT 1978 aus dem Messinium von Gabbro (Toscana, Italien) und der rezente *A. chantrei* (GAILLARD 1895) sind jünger.

Es stellt sich nun die Frage, wo die ursprünglichen Wurzeln von *Aphanius* sp. 1 aus dem Riessee zu suchen sind. Auf jeden Fall muß er durch Einschleppung (Vögel usw) von außen her in den See gelangt sein. Denn durch den Impakt wurde alles pflanzliche und tierische Leben im Ries und seiner Umgebung schlagartig ausgelöscht und konnte erst später ganz allmählich wieder von außen her das Gebiet, jetzt mit Kratersee und umgebenden Trümmern, zurückerobert. Ob *Aphanius* sp. 1 eine brackwasserverträgliche Süßwasserart war, oder aber auf Brackwasser angewiesen, ist nicht ganz zu klären, doch spricht die Begleitfauna der Fundschicht, mit u.a. dem Brackwasserzeiger „*Cypris*“ *risgoviensis* SIEBER 1905 (vgl. BOLTEN et al 1976: 88 ff) eher für letzteres. In diesem Falle käme nur ein Tertiärbecken in Frage, in dem zur Zeit des Badeniums eine wenigstens zeitweise brackische bis marine Sedimentation herrschte. Das Molassebecken zwischen der Schweiz (Genf) im SW und St. Pölten im E scheidet aus: hier verschwand mit den Kirchberger Schichten (Ottningium) das Meer für immer, und ab da wurde bis zum Abschluß der Molassesedimentation im frühen Obermiozän (Pannonium) die nur noch rein limnofluviatile OSM abgelagert.

Weiter östlich aber, schon zwischen St. Pölten und Wien, vor allem aber vom ganzen Alpenostrand an, wurden während des Badeniums marine (randlich auch brackische) Sedimente abgelagert. Hier haben möglicherweise die Vorfahren des Wemdinger *Aphanius* gelebt. Hierfür spräche auch die Verbreitung heutiger *Aphanius*-Arten: vom westlichen Mittelmeergebiet bis nach Pakistan, schwerpunktmäßig im Osten (vgl. MALZ 1978: 443-444, STERBA 1990: 564 f, Abb. 411). Die Mikroflora des Riessees gibt einen weiteren Hinweis: SCHAUDERNA (1983: 174) konnte enge Beziehungen zwischen der brackisch-marinen Diatomeenflora von Ost-Mitteuropa (Tschechische und Slowakische Republik, Ungarn, Rumänien) und den Diatomeen brackischer Riessee-Sedimente aufzeigen.

Im Nordwesten befindet sich in vergleichbarer Entfernung vom Ries wie Wien der Tertiär-Ablagerungsraum der Niederrheinischen Bucht, in der auch während des Badeniums (Reinbeckium-Langfeldium der Gliederung für das Nordseegebiet) marine Verhältnisse herrschten. Doch ist fraglich, ob die wärmebedürftige Gattung *Aphanius* jemals den kühlen Nordsee-Raum besiedelt hat.

Eine weitere Möglichkeit wäre eine Herkunft aus dem Rhone- und Saonebecken, das im Südwesten des Rieses gelegen ebensoweit wie die bisher genannten entfernt ist. Ab dem Burdigalium herrschten marine Verhältnisse, bis es im älteren „Pliozän“ = Obermiozän der heutigen Gliederung, zur Aussüßung kam (vgl. THENIUS 1959: 62-63).

Solange die Kenntnis fossiler *Aphanius*-Arten gegenüber dem bei NOLF (1985) dokumentierten Stand nicht wesentlich zugenommen hat, können zur Herkunft des Wemdinger *Aphanius* keine näheren Angaben gemacht werden. Da nicht auszuschließen ist, daß der Vorläufer ursprünglich ein Süßwasserbewohner war und erst nach seiner Einschleppung in den Riessee sich an die dortigen Verhältnisse angepaßt hat, wäre auch als nächstliegende Möglichkeit der Herkunft an das dem Ries im Süden vorgelagerte Molassebecken zu denken, in dem zur Zeit der OSM allerdings fluviatile Sedimentation vorherrschte und größere stehende Gewässer (z. B. Altwasserseen) seltener waren.

Paläoökologie

Der Wemdinger *Aphanis* sp. 1 lebte im jungtertiären Riessee, der unmittelbar nach dem Impakt entstand und dessen Zeitdauer nach neueren Ansichten (vgl. SCHAUDERNA 1983) ca. 1 Mio. Jahre betrug. Seine Sedimente lassen auf litho- wie biofazieller Basis eine Gliederung in 4 Abschnitte zu (vgl. JANKOWSKI 1977 usw), deren Diatomeenflora SCHAUDERNA (1983) bearbeitet hat und dabei zu einer sehr exakten Rekonstruktion der ökologischen Verhältnisse gelangte. Während des ersten Abschnitts, lithofaziell durch umgelagertes suevitische Material gekennzeichnet, gab es noch keine kontinuierliche Wasserbedeckung, d.h. der See bestand immer nur zeitweise. Anspruchsvollere Wasserorganismen konnten damals in dem periodischen See noch nicht leben. Nur die besonders anpassungsfähigen Diatomeen waren in der Lage, ihn immer wieder in kürzester Zeit zu besiedeln. In der Forschungsbohrung Nördlingen 1973 liegt dieser unterste Abschnitt zwischen 314 und 262 m Teufe. Ab 262 m Teufe beginnt mit dem Abschnitt II die (nahezu) kontinuierliche, nur noch durch gelegentliches Trockenfallen unterbrochene Wasserbedeckung des Seebodens. Liefermaterial für die jetzt tonigen bis karbonatischen Sedimente waren die umgebenden Riestrümmersmassen. Mit der Basis dieses Abschnitts, in dem erstmals feinlaminierte Tonsteine erscheinen, lassen sich auch die Gesteine der Wemdinger Fundschicht korrelieren (vgl. SCHAUDERNA 1983: 154). Erstmals zu dieser Zeit konnten auch höher entwickelte Wasserbewohner, darunter *Apanis* sp. 1, den Riessee besiedeln.

Mit den ökologischen Verhältnissen und der Entstehung der Fundschicht haben sich vor allem BOLTEN, GALL & JUNG (1976) sowie GALL & JUNG (1979) näher beschäftigt. Die Wassertiefe war demnach sehr gering. GALL & JUNG (1979) nehmen weniger als 10 m, am wahrscheinlichsten 2–4 m an. Zu Werten um 2 m gelangt auch BOLTEN (1977: 193) aufgrund einer ausführlichen biofaziellen Analyse für den gesamten Riessee. Dieser war zur Zeit der Wemdinger Fundschicht, wie überhaupt die längste Zeit seines Bestehens, brackisch, allerdings mit einer von „normalem“ Brackwasser mariner Abkunft sehr verschiedenen Zusammensetzung: Anreicherung von Alkali- und Erdalkali- sowie Karbonat-, Bikarbonat- und Sulfat-Ionen. Sie stammen aus Gesteinen (Riestrümmersmassen) des Einzugsgebietes und wurden durch Eindunstung während der Trockenzeiten eines trocken-warmen subtropischen Klimas, das dem heutigen Mittelmeerklima ähnlich war, im See angereichert. Salzvorkommen in den Trümmersgesteinen, von denen man den Salzgehalt des Riessees in erster Näherung ableiten könnte, fehlen. Wie GALL & JUNG (1976: 84 ff) hervorheben, braucht der Gehalt des Seewassers an genannten Ionen nicht sehr hoch gewesen zu sein, um physiologisch den Effekt eines Brackwassers hervorzurufen. Belege für eine Sedimentation der Wemdinger Fundschicht im Brackwasser sind unter den Pflanzen vor allem Steinkerne der Brackwasserpflanze *Ruppia* bzw der nahe verwandten Gattung *Limnocarpus*, eventuell auch Früchte der dem rezenten Schneidried *Cladium mariscus* (L.) POHL verwandten Gattung *Cladiocarya*, unter den tierischen Bewohnern vor allem die in Unmengen verbreitete Riessees-Ostracodenart „*Cypris*“ *risgoviensis* SIEBER, daneben Odonaten-Larven und die Fische (vgl. BOLTEN et al. 1976, BOLTEN 1977: 188 ff, GALL & JUNG 1979: 14). Das Fehlen der für den Riessee bezeichnenden Brackwasser-Schnecke *Hydrobia trochulus* SANDBERGER wird von BOLTEN et al (1976: 88) auf die Lebensbedingungen im Bereich der tonigen Seebeckenfazies zurückgeführt, die für die auf klares Wasser angewiesene Art viel ungünstiger als im Bereich der Travertine der Rand- und Schwellenfazies waren. Die in wenigen Exemplaren gefundene Süßwasserschnecke *Gyraulus* könnte als Hinweis auf limnische Verhältnisse, wenigstens zeitweise, angesehen werden (vgl. BOLTEN et al. 1976: 90), jedoch ist zu bedenken, daß rezente Vertreter der Art auch in schwach brackischem Wasser leben können (vgl. BOLTEN 1977: 194 ff). Sehr bezeichnend für die Wemdinger Fundschicht – wie für die Riesee-Beckenfazies überhaupt – ist die Feinlamellierung

der Seetone: Wechsel von Tonen und Kalkmergel-Areniten, 20–60 Paare je cm. Sie wird seit WEBER (1941: 134) auf jahreszeitliche Klimarhythmen zurückgeführt, wobei die Tone verstärkter Sedimentation während der Regenzeiten, die Kalke starker Eindunstung in den Trockenzeiten zuzuordnen seien. Daß der Riesensee wenigstens zeitweise vollständig eingetrocknete, zeigen u.a. Trockenrisse in der Wemdinger Fundschicht (vgl. BOLTEN et al. 1976: 78). Zwar haben die Seetone der Fundschicht selbst keine Diatomeen geliefert. Jedoch konnte SCHAUDERNA (1983: 164 ff) an anderen, diatomeenführenden Riesensee-Feinrhythmiten zeigen, daß die Verhältnisse entgegengesetzt waren. So enthalten die Tone vor allem Bodendiatomeen, die höhere Salzkonzentrationen ertragen können und sogar kurzfristiges Austrocknen aushalten, während die hellen Kalkmergelarenite fast nur aus Resten planktonischer Formen bestehen, die auf einen höheren Seespiegel hinweisen. Zu derselben Ansicht gelangte SCHAUDERNA (s.o.) auch anhand der Untersuchung des Gehalts an Sr, welches bevorzugt in den Tonen angereichert ist und auf stärkere Eindunstung hinweist (vgl. JANKOWSKI 1977: 28 f). Zwar gelten die Befunde zunächst nur für die Seetone der Forschungsbohrung Nördlingen 1973, Teufe 150–123 m, die einem jüngeren Riesensee-Abschnitt als die Wemdinger Fundschicht entsprechen, doch können sie unter Vorbehalt auch auf letztere übertragen werden. Bei Annahme eines subtropischen Mittelmeerklimas für die Zeit des Riesensees wären die Tone dann während der sommerlichen Trockenzeit, die Kalkmergelarenite während der kurzen winterlichen Regenzeit abgelagert worden, falls nicht kompliziertere Verhältnisse mit 2-maligen Wechsel/Jahr vorliegen.

Zu den auf Brackwasser hinweisenden Organismen der Wemdinger Fundschicht gehören nun auch die zahlreichen Larven und Jungfische von *Aphanius* sp.1. Rezente Vertreter von *Aphanius* leben nach STERBA (1990: 564 f) innerhalb ihres Verbreitungsgebietes, das vom Mittelmeer bis zum Roten Meer, Persischen Golf und Pakistan reicht, in Quellen, Sümpfen, Tümpeln, Seen und Lagunen, teilweise direkt mit dem Meer in Verbindung, in Süß-, Brack- oder Meerwasser, oft mit einem hohen Anteil an Mg, wie er auch für den Riesensee bezeichnend war. Manche Vertreter leben in Wasser mit einem wesentlich höheren Salzgehalt als das Meer (STERBA 1990: 428). *Aphanius* gehört nach STERBA (1990: 429, 565) zu den nichtannuellen Haftlaichern: er setzt seine Eier an Pflanzen ab, und zwar kontinuierlich, ohne an bestimmte Laichzeiten gebunden zu sein, vom Zeitpunkt der Geschlechtsreife bis zum Tod. Haftlaicher leben vorwiegend in Gewässern, die auch während der Trockenzeiten noch Wasser führen. Sie können einen oder mehrere Jahreszyklen überleben, ihre Embryonalentwicklung ist dem Jahreszyklus nicht oder nur wenig angepaßt. Die Jungfische (Larven) schlüpfen nach etwa 10–20 Tagen und werden nach etwa 6 Monaten geschlechtsreif. Das Auftreten von *Aphanius* sp. 1 in den Wemdinger Riesenseeschichten läßt sich mit dem Verhalten rezenter Arten sehr gut vereinbaren. Abgesehen von einzelnen Austrocknungsphasen war auch in Trockenzeiten noch Wasser vorhanden. An einen stetigen Wechsel des Salzgehaltes, wie er für die Wemdinger Fundschicht angenommen werden muß, war *Aphanius* sp. 1 wie auch die rezenten Vertreter gut angepaßt. Die verschiedenen Entwicklungsstadien weisen auf eine nicht jahreszeitgebundene, ± kontinuierliche Eiablage hin, wie es für nichtannuelle Fische bezeichnend ist. Hervorgehoben werden muß auch das massenhafte Auftreten, das – wie bei den rezenten *Aphanius*-Arten – auf ganze Schwärme der kleinen Fische schließen läßt.

Für die Entstehung der jungtertiären Fossil-Lagerstätte Wemding haben GALL & JUNG (1979) eine sehr plausible Hypothese aufgestellt, die grundsätzlich noch heute gültig ist. Sie nehmen Aufwühlung von H₂S-führendem Tiefenwasser des flachen euxinischen Riesensees durch Gewitterstürme an, wodurch es zu einem Massensterben aller Wasserbewohner durch Vergiftung und zum Tod zahlreicher Insekten durch Ertrinken kam. In der „Wemdinger Bucht“ am Ostrand des Sees, die entsprechend ihrer Lage bei den von Westen heranziehenden Gewittern den größten Wellengang zeigte – vergleichbar etwa mit dem Ostufer des heutigen

Chiemsees – mußten sich solche Ereignisse besonders verheerend auswirken. Daß sie sicher nicht nur einmal auftraten, kann auch die Mächtigkeit der Fundschicht (4,5 m) erklären. Sie besteht aus 20–40 Wechselfolgen von hellen und dunklen Lamellen je cm, im Mittel also 30, was bei Annahme eines Wechsels von jährlichen Regen- und Trockenzeiten im Verhältnis von 1:1 zu einer gesamten Bildungsdauer von fast 15000 Jahren (bei Annahme von 2 Regen- und Trockenzeiten die Hälfte) führt. Mit einer Entstehung der Fossil-Lagerstätte durch Gewitterstürme läßt sich auch gut das Fehlen adulter Tiere von *Aphanius* erklären. Wahrscheinlich wanderten die Schwärme der ausgewachsenen Fische – wenn diese nicht überhaupt mehr einzeln auftraten – in tiefere Bereiche des Riessees ab, wo sie bei Unwettern im Gegensatz zur extrem gefährdeten Wemdinger Bucht besser geschützt waren.

Ein interessantes erdgeschichtliches Analogon zum Auftreten von *Aphanius* sp. 1 im mittelmiozänen Riessee bildet das von *Aphanius germaniae* WEILER in den etwas älteren, noch untermiozänen Hydrobienschichten des Oberrheingebietes und Mainzer Beckens (vgl. S. 57). Hier wie dort gibt es eine tonige, bituminöse, feingeschichtete Beckenfazies, eine Rand- und Schwellenfazies aus Travertinen mit Unmengen von Hydrobien und eine klastische Deltafazies. Auch für das Oberrheingebiet wird starker Wechsel des Salzgehalts mit gelegentlichem Trockenfallen – wenigstens randlich – angenommen. Und der Salzgehalt läßt sich, abgesehen vielleicht von den basalen Cerithienschichten, durch Konzentration der Ionen durch Eindunstung erklären, denn eine Verbindung zum Weltmeer gab es zur Zeit der Hydrobienschichten wohl nicht mehr (vgl. WIESNER 1970, BEST 1975, GEYER & GWINNER 1991: 188 ff). Ein gewisser Unterschied zum Riessee besteht allenfalls darin, daß dieser seinen Salzgehalt ausschließlich durch Eindunstung von zufließendem Süßwasser aus der Umgebung bezog, während im Oberrheintal-Gewässer daneben auch Ablaugung älterer Salzlagerstätten (etwa von den oligozänen Salzen des südlichen Oberrheintalgrabens) bzw. ein Rest-Salzgehalt, herrührend von einem hypothetischen Meereseinbruch zur Zeit der Cerithienschichten, zur Erklärung des brackischen Ablagerungsmilieus in Frage kommt.

Schlußfolgerungen

Im Rahmen dieser Arbeit ist es erstmals gelungen, die Entwicklung eines fossilen Vertreters der Gattung *Aphanius* von der frühesten larvalen Zeit bis zum juvenilen Stadium des Fisches kurz vor der Geschlechtsreife zu rekonstruieren. In der frühen Larvenzeit ist das Skelett noch knorpelig ausgebildet, aber die Flossen in ihrem Bau, die bezeichnenden dreispitzigen Zähne und die Otolithen sind schon entwickelt. Während der fortgeschrittenen Larvenzeit, in der das Skelett schrittweise verknöchert, deutet sich erstmals mit den Pigmentflecken (Cutisflecken) die Ausbildung des Schuppenkleids an. Auch der Vitellus-Sack wird jetzt allmählich absorbiert. Die Otolithen machen eine weitere Entwicklung und morphologische Differenzierung durch. Beim juvenilen, aber noch nicht geschlechtsreifen Fisch ist das Skelett entgültig verknöchert und der Vitellus-Sack bis auf Ausnahmen vollständig absorbiert. Die Jungfische müssen sich mit ihren gut mit dreispitzigen Zähnchen bewaffneten Kiefern ihre zumeist tierische Nahrung, kleine Crustaceen (Ostracoden), Gastropodenbrut, Insektenlarven usw, selber suchen. Adulte Fische wurden leider nicht gefunden, sie haben sich vermutlich in tieferen, zentralen Bereichen des Riessees aufgehalten, wo sie vor den katastrophalen Ereignissen bei der Entstehung der Wemdinger Fossil-Lagerstätte geschützt waren. Wegen des Fehlens ausgewachsener Exemplare wurde auf die Aufstellung einer – wohl anzunehmenden – endemischen neuen Art verzichtet und die offene Nomenklatur gewählt.

Aphanius sp. 1 hat – wie auch die rezenten Vertreter der Art – in einem sehr seichten Gewässer gelebt, dem mittelmiozänen Riessee, der lange Zeit vom Gewässernetz der weiteren Umge-

bung abgeschlossen war und keinen Abfluß besaß. Durch Eindunstung des von der unmittelbaren Umgebung zufließenden, Mineralstoffe führenden Süßwassers kam es zu einer Verbrackung mit jahreszeitlich und periodisch stark wechselndem Salzgehalt, Verhältnisse, die von *Aphanius* sp. 1 ebenso wie auch von rezenten Vertretern des Genus gut ertragen wurden. In die bisherigen Vorstellungen von den ökologischen Verhältnissen im Riessee fügt er sich gut ein. Auch die bisherigen Vorstellungen von der Genese der Wemdingener Fossil-lagerstätte, nämlich durch wiederholte, das H₂S-verseuchte Tiefenwasser des euxinischen Sees aufwühlende Unwetter mit Stürmen und Starkregen als Begleiterscheinungen, werden durch *Aphanius* sp. 1 in der Wemdingener Fundschicht gestützt. Bemerkenswert sind erdgeschichtliche Analogien zwischen den untermiozänen Hydrobienschichten des Oberrhein-Grabens und dem etwas jüngeren, mittelmiozänen Riessee.

Dank

Wir bedanken uns an erster Stelle beim stellvertretenden Leiter der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, Herrn Dr. P. WELLNHOFER, dafür, daß er uns das in Besitz der BSP befindliche Material von Wemding zur Bearbeitung überlassen hat. Frau Dr. R. MATZKE-KARASZ fertigte freundlicherweise einige schwierige REM-Aufnahmen von Zähnen und Otolithen an. Herrn K. DOSSOW danken wir für die Ausführung der Zeichnungen und Gestaltung der Tafeln, Herrn G. BERGMIEIER für die Fotoaufnahmen.

Schriftenverzeichnis

- AKŞIRAY, F. (1987): Türkiye Deniz Balıkları ve tayin Anahtarı (Türkische Meeresfische und Bestimmungsschlüssel). – 2. Aufl.: 1–811, 665 Abb.; Istanbul.
- BALON, E. K. (1975): Reproductive guilds of fishes. A proposal and definition. – Journal of the Fisheries Research Board of Canada, **32**: 821–864; Canada.
- BERTIN, L. (1958): Écailles et sclérifications dermiques. – Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie, T XIII, Fasc. I: 482–504, Abb. 289–309; Paris.
- BEST, G. (1975): Feinstratigraphie der Hydrobien-Schichten (Untermiozän, Mainzer Becken). – Mainzer geowiss. Mitt., **4**: 75–138, 5 Taf., 4 Tab., 18 Abb.; Mainz.
- BOLTEN, R., H. (1977): Die karbonatischen Ablagerungen des obermiozänen Kratersees im Nördlinger Ries. – Diss. Univ. München: 1–228, I–XXI, 6 Taf., 22 Abb.; München (Fotodruck).
- BOLTEN, R., GALL, H. & JUNG, W. (1976): Die obermiozäne (sarmatische) Fossil-Lagerstätte Wemding im Nördlinger Ries (Bayern). – Geol. Bl. NO-Bayern, **26** (2): 75–94; Erlangen.
- DEMİR N. (1992): İhtiyoloji. – Istanbul Üniv. yayınlarından Sayı 3668, Fen Fak. No. **219**: 1–391, 18 Abb.; Istanbul.
- FACH, M. (1937): Zur Genese der Fischeschuppe. – Z. Anatomie u. Entwicklungsgesch., **107** (1): 65–67, 4 Abb.; Berlin.
- GALL, H. (1971): Obere Süßwassermolasse (Hangendserie) über Riestrümmermassen bei Graisbach (südöstliches Vorries) und ihre Bedeutung für die Landschaftsgeschichte der Schwäbisch-Fränkischen Alb. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **11**: 295–327, 6 Abb.; München.
- GALL, H. & JUNG, W. (1979): Zur Genese der jungtertiären Fossil-Lagerstätte Wemding im Nördlinger Ries (Bayern). – Geol. Bl. NO Bayern, **29** (1): 12–25; Erlangen.
- GAUDANT, J. (1978): L'ichthyofaune des marnes messiniennes des environs de Gabbro (Toscane, Italie): signification paléocéologique. – Géobios, **11** (6): 905–911, Taf. 1, Fig. 1–4; Lyon.
- GAUDANT, J. & REICHENBACHER, B. (1998): Skelette der Gattung *Enoplophthalmus* SAUVAGE 1880 (Teleostei, Osmeridae) mit Otolithen in situ aus dem Unter-Miozän des Mainzer Beckens. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **210** (2): 237–266, 3 Tab., 8 Abb.; Stuttgart.

- GEYER, O., F. & GWINNER, M.,P. (1991): Geologie von Baden-Württemberg. – 4. Aufl.: 1–482, 26 Tab., 255 Abb.; Stuttgart (E. Schweizerbart).
- HOFER, B. (1889): Ueber den Bau und die Entwicklung der Cycloid- und Ctenoidschuppen. – Sitzber. Ges. Morph. Physiol., 6: 103–118; München.
- JANKOWSKI, B. (1977): Die Postimpakt-Sedimente in der Forschungsbohrung Nördlingen 1973. – Geologica Bavarica, 75: 21–36, 5 Abb.; München.
- MALZ, H. (1978): Vergleichend-morphologische Untersuchungen an aquitanen Fisch-Otolithen aus dem Untergrund von Frankfurt am Main. – Senck. Leth., 59 (4/6): 441–481; Frankfurt a. Main.
- NOLF, D. (1985): Otolithi piscium. – In: Handbook of Paleoichthyology (Ed. SCHULZE, H.,P.), 10: 1–145, 81 Abb.; Stuttgart-New York (G.Fischer).
- REICHENBACHER, B., BÖTTCHER, R., BRACHER, H., DOPPLER, G., ENGELHART, W.V., GREGOR, H-J., HEISSIG, K., HEINZMANN, E.P.J., HOFMANN, F., KALIN, D., LEMCKE, K., LUTERBACHER, H., MARTINI, E., PFEIL, F., REIFF, W., SCHREINER, A. & STEININGER F., F. (1998): Graupensandrinne – Ries-Impakt: Zur Stratigraphie der Grimmelfinger Schichten, Kirchberger Schichten und Oberen Süßwassermolasse (nördliche Vorlandmolasse, Süddeutschland). – Z. dt. geol. Ges., 149 (1): 127–161, 9 Abb.; Stuttgart.
- SCHAUDERNA, H. (1983): Die Diatomeenflora aus den miozänen Seeablagerungen im Nördlinger Ries. – Palaeontographica, B, 188 (4–6): 83–193, 27 Taf., 15 Abb., 10 Tab.; Stuttgart.
- STERBA, G. (1990): Süßwasserfische der Welt. – 2. Auflage: 1–914, 320 Taf., 599 Abb.; Leipzig, Jena, Berlin (Urania).
- THENIUS, E. (1959): Teil. 2: Wirbeltierfaunen. – Handbuch der Stratigraphischen Geologie, Bd. 3: PAPP A. & THENIUS, E.: Tertiär: . – 328, 10 Taf., 32 Tab., 12 Abb.; Stuttgart (F.Enke).
- TORTONESE, E. (1986): Cyprinodontidae. – In :WHITEHEAD, P. J. P., BAUCHOT, M.-L., HUREAU, J. C., NIELSEN, J. & TORTONESE, E. (1986): Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean, II: 623–626; Paris.
- WEBER, E. (1941): Geologische Untersuchungen im Ries. Das Gebiet des Blattes Wemding. – Abh. Naturk. Tiergartenver. Schwaben e. V. Ausburg, geol.-paläontol. Reihe, 3 : 1–248, 15 Abb., 1 geol. Karte; Ausburg.
- WEILER, W. (1963): Die Fischfauna des Tertiärs im oberrheinischen Graben, des Mainzer Beckens, des unteren Maintals und der Wetterau, unter besonderer Berücksichtigung des Untermiozäns. – Abh. senckenb. naturf. Ges., 504: 1–75, 2 Taf., 258 Abb., 1 Karte; Frankfurt a. M.

Tafelerläuterungen

Alle Exemplare: höheres Badenium, Baugrube Kläranlage Wemding/Ries

Tafel 1

- Fig. 1: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 124, Fisch-Larve, Körperlänge 18 mm.
Fig. 2: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 127, Fisch-Larve, Körperlänge 24 mm.
Fig. 3: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 146, Fisch-Larve, Körperlänge 30 mm.
Fig. 4: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 280, Fisch-Larve, Körperlänge 44 mm.
Ot: Otolith in situ (vgl. Taf. 3, Fig. 5).
Fig. 5: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 206, Fisch-Larve, Körperlänge 35 mm.

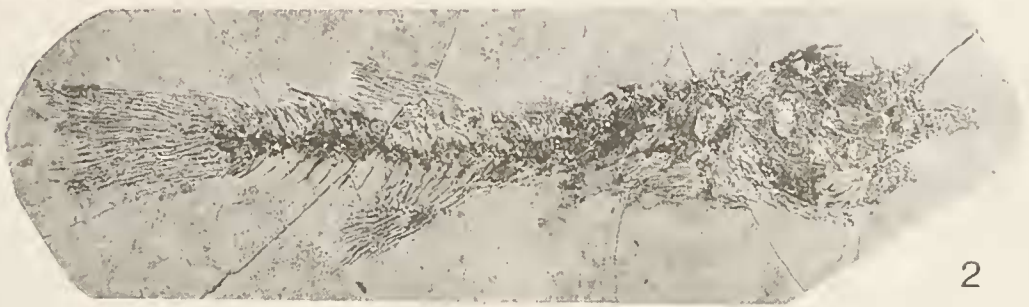
Tafel 2

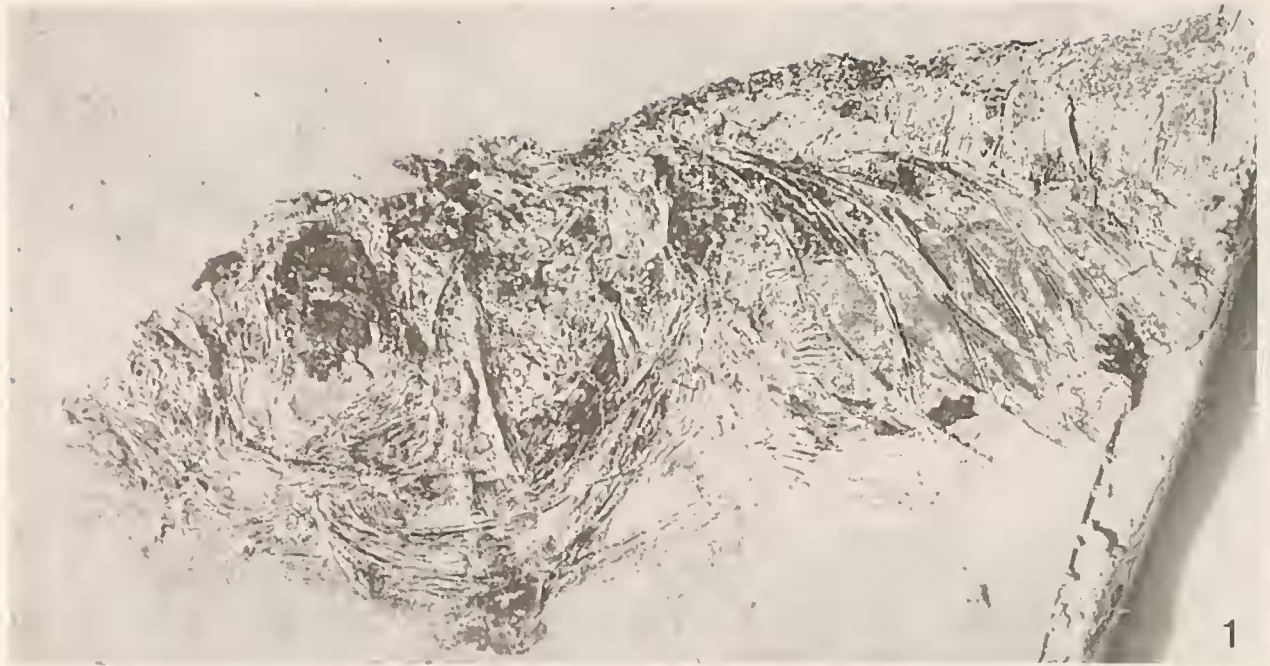
- Fig. 1: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 114, Fisch-Larve (Endstadium), Körperlänge 40 mm.
Fig. 2: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 277, Fisch-Larve (Endstadium), Körperlänge 40 mm.
Fig. 3: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 173, Fisch-Larve (Endstadium), Körperlänge 40 mm.
Fig. 4: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 203, Schwanz von Fisch-Larve, Caudalteil und Schwanzende (Länge: 18 mm), vergrößert. Siehe auch: Rekonstruktion des Fisches in Abb. 2.

Tafel 3

- Fig. 1: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 198, nahezu adultes Exemplar, Kopf mit Abdominalteil (part), Länge 20 mm, siehe auch: Rekonstruktion des Fisches in Abb. 2.
Fig. 2: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 157, Rechte Sagitta (L= 0,5 mm, H= 0,3 mm), in situ bei Fischlarve mit Körperlänge 20 mm.
Fig. 3: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 178, Linke Sagitta (L= 1,2 mm, H= 1 mm), in situ bei Fischlarve mit Körperlänge 22 mm.
Fig. 4: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 191, Rechte Sagitta (L= 1,1 mm, H= 1 mm), in situ bei Fischlarve mit Körperlänge 23 mm.
Fig. 5: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 280, Linke Sagitta (L= 1,1 mm, H= 0,75 mm), in situ bei Fischlarve mit Körperlänge 44mm (vgl. Taf. 1, Fig. 4).
Fig. 6a: *Aphanius mento* (HAECKEL 1843), Zool. Staatslg. M., Inv.-Nr. 23412, Maul mit Zähnen.
Fig. 6b: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 174, dreispitziger Zahn (Höhe um 0,5 mm).
Fig. 7 a,b: *Aphanius* sp. 1, BSP Inv.-Nr. 1966 XLII 196, Gaumenbein-Zähne (Höhe um 0,5 mm), von Fischlarve mit Körperlänge (ohne vorderen Teil des Kopfes und Schwanz-Ende) 32 mm.







1



2



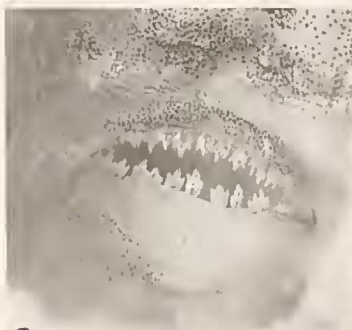
3



4



5



6a



6b



7a



7b